蝶と蛾 *Lepidoptera Science* **64** (2): 81–84, July 2013

「神奈川県産」アカボシゴマダラ幼虫の休眠誘起に及ぼす葉質の影響

加藤義臣＊

181-8585 東京都三鷹市大沢3-10-2 国際基督教大学生命科学デパートメント

Influence of leaf quality on larval diapause induction in the alien butterfly *Hestina assimilis assimilis* inhabiting the Kanto district, central Japan

Yoshiomi KATO*

Department of Life Science, International Christian University, 3-10-2 Osawa, Mitaka, Tokyo, 181-8585 Japan

Abstract The influence of leaf quality on larval diapause induction in the alien nymphalid species *Hestina assimilis assimilis* was examined under laboratory conditions. At a temperature of 20°C and a short photoperiod of 10L-14D, all larvae entered diapause at 4 th instar, when they were reared not only on mature leaves of *Celtis sinensis* but also on young leaves. By contrast, at 25°C and 10L-14D, the larvae reared on mature leaves frequently entered diapause at 4 th or 5 th instar, while most of the larvae reared on young leaves failed to enter diapause, and then became pupae. Diapause occurred in larvae of short-horn type, but not long horn type. Short horn type larvae invariably changed their body color from green to brown in these conditions. Physical and nutritional analyses of *Celtis* leaves showed that young leaves were more tender and had a lower CN ratio than mature ones, suggesting that the young leaves are nutritionally rich. Thus, diapause induction of this species seems to be partially affected by leaf quality under a high temperature such as 25°C even at a short photoperiod. The ecological significance of these results is discussed based on information from observations of this species obtained in the field.

Key words alien species, butterfly, *Hestina assimilis assimilis*, larval diapause, leaf quality, photoperiod.

序　論

植食性の鱗翅目昆虫の休眠が主として日長や温度により制御されることは広く知られている（Tauber *et al*., 1986; Danks, 1987; 正木・矢田, 1988）が，食餌植物の種類や質によっても影響される（加藤・遠藤, 2004）．それゆえ，食餌植物の季節変化も休眠誘起のシグナルとして有効である．一方，植物の質は草食獣による被食や人為による刈り込みの結果生じる新葉伸長などのように季節と関係なく変化することがある（Spiller and Agrawal, 2003）．たとえば，ジャコウアゲハの蛹休眠生起は幼虫期の日長や温度のみならず，食餌植物であるウマノスズクサ類のシカによる被食による葉質変化によっても影響される（Takagi and Miyashita, 2008; 2012）．

十数年ほど前に神奈川県において発見されたアカボシゴマダラ *Hestina assimilis* は我が国在来の亜種 ssp. *shirakii* ではなく，中国大陸由来の名義亜種 ssp. *assimilis* とみなされている（岩野, 2005; 白水, 2006; 岩野・菅井, 2007）．その生息地は，都市部の公園や緑地など人里環境にあることが多い．本亜種は神奈川県近隣においては年に数回発生し，幼虫（主として4齢）で休眠して越冬する．しかし，最近の野外調査によると晩秋や初冬において非越冬型幼虫や蛹が頻繁に観察されており，さらには年内での羽化も起こりうることが報告されている（針谷・岩野, 2008; 加藤, 2012ほか）．したがって，本亜種は近年個体数の増加や分布域の拡大を示しているとはいえ，侵入地域の気候に十分に適応しているとはいいがたい．一方，分布域を同じくしている在来種ゴマダラチョウ *Hestina japonica* では，そのような観察例はあまり知られていない．このような晩秋や初冬でのアカボシゴマダラの非休眠型幼虫の出現を促す要因については，都市部における夜間人工照明による長日化，自動車の排気熱による気温の上昇などが容易に推測されるが，人為的剪定による季節外れの新葉の出現も無視できないと考えられる．しかし，本種では食餌植物のこのような季節外れの葉質の変化による休眠誘起への影響は不明である．

我々はこれまでに本亜種の幼虫休眠が日長と温度により制御されることを示した（加藤・宮内, 2008；加藤, 2009）．

*E-mail: kato@icu.ac.jp

＊現住所：東京都文京区弥生東京大学大学院生命農学研究科生命多様性研究室

Present address: Laboratory of Biodiversity, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, the University of Tokyo, Yayoi 1-1-1, Bunkyo-ku, Tokyo, 113-8657 Japan

それゆえ，本研究では，幼虫休眠に対するエノキ（*Celtis sinensis*）葉質（若葉と成葉）の影響を，短日日長下において調べた．

材料と方法

2008年9月に東京都三鷹市において採集した雌成虫の子孫を実験に用いた．実験室に設置したネット内において羽化した雌雄を入れて交尾させ，雌が産んだ卵を実験に供した．幼虫の飼育は9月から12月にかけて行なった．

幼虫の飼育日長は休眠誘起に有効な短日日長（10L–14D）とし，飼育温度は20°Cと25°Cの2種とした．ふ化した幼虫は母蝶（系統）ごとに2または4グループに分けて，一方にエノキの若葉（新葉）を与え，もう一方にエノキ成葉（古葉）を与え，1–2日毎に新しい葉と交換した．若葉は夏に剪定した低木または高木のひこばえから生じたものを採取し，成葉は高木の上方から採取した．採取した若葉は明緑色をしており，暗緑色の成葉とは容易に区別できた．葉のサイズは若葉，成葉ともに幅は約4–5 cm，長さは約6–7 cmのものとした．

飼育にはプラスチックカップ（直径11 cm×深さ6 cm）を用い，1カップ内で数頭づつを4齢への脱皮時まで飼育した．4齢以降は同じサイズの容器で1頭ずつ飼育した．4齢脱皮時以降は幼虫の脱皮日と蛹化日を記録し，その体重も計測した．休眠個体の判定には幼虫の歩行や摂食活動の停止，体色の褐色化を基準とした．また，本種では4齢（または5齢）幼虫の頭部にある角状突起の長さと頭部幅との比率から短角型，中間型，長角型の3型を区別した．これらの形態形質は基本的に休眠とリンクしており，休眠幼虫は短角型である（加藤・宮内，2008）．

エノキ葉質の調査には，飼育に用いたものと同等と看做される若葉と成葉各20枚を10月にサンプリングして，水分含量，硬さtoughness，炭素および窒素量を測定した．水分含量は，エノキ葉を60°Cで2日以上オーブンで乾燥し，生葉の重量から乾燥重量を差し引いた値を生葉重量で割った値とした．葉の硬さの測定には，ペネトロメーターを使用した．デジタルプッシュプルゲージ（AIKOH社）の先端に鉄針金（直径2 mm）を固定し，各サンプル葉を貫通する力（ニュートン，N）を測定した．サンプル葉中の炭素および窒素含有量は，葉の乾燥粉末を酸化銅粉末と共に高熱で燃焼し，元素分析装置（CN-corder MT-700, YANAKO分析工業社）を用いて測定し，CN比を求めた．

結　果

幼虫の休眠誘起およびその齢期に対する葉質の影響

短日・20°Cの飼育条件では，若葉飼育でも成葉飼育でもすべての幼虫が4齢で次第に摂食を停止し，休眠に入った（Fig. 1）．一方，25°Cの下では短日下にもかかわらず，幼虫休眠の割合は減少し，その減少率は成葉飼育よりも若葉飼育において大きくなった（$p<0.05$, chi-square test）．また，5齢でも休眠する幼虫が出現し，その割合は若葉飼育よりも成葉飼育で増加した．

幼虫の成長および形態の葉質による比較

Table 1に示したように，20°C飼育の場合，葉の条件にかかわらずすべての幼虫が4齢で短角型となり，休眠に入った．4齢への脱皮後の体重に関しては，成葉飼育の場合よりも若葉飼育の方が平均値において多少重い傾向を示したが，有意差はなかった．

一方，25°C飼育の場合には，どちらの葉質においても4齢幼虫に長角型と短角型が生じたが，同じ型の4齢幼虫同士では，体重や期間において明瞭な違いはなかった．さらに，短角型の4齢幼虫はいずれもその齢において休眠に入った
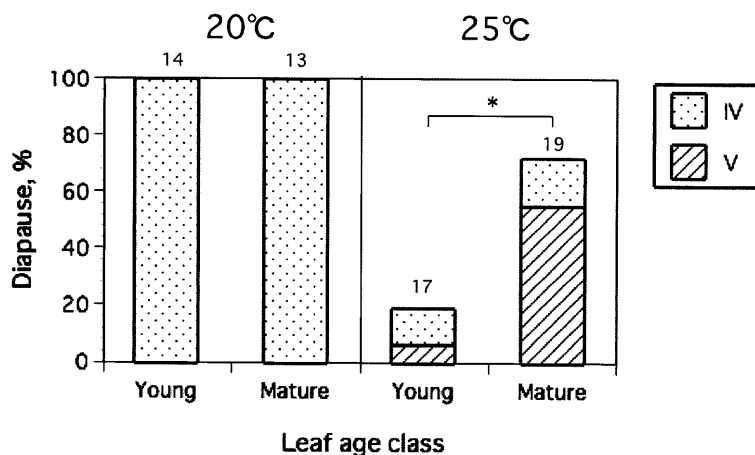
Fig. 1. Diapause ratio of larval *Hestina assimilis assimilis* reared on *Celtis* leaves of different age classes at 20°C and 25°C under a 10L-14D photoperiod. IV: 4 th instar. V: 5 th instar. * $p<0.05$, chi-square test.

Table 1. Larval duration, body weight and horn type of larvae reared on *Celtis sinensis* leaves of different age classes at 20°C and 25°C.

20°C			4th instar	
Leaf age class	N	Duration from 1st to 3rd instar, days	Body weight, mg	Horn type
Young	14	27.4±2.1 a	62.7±9.7 b	short
Mature	13	26.8±2.7 a	57.8±9.4 b	short

25°C			4th instar			5th instar	
Leaf age class	N	Duration from 1st to 3rd instar, days	Body weight, mg	Horn type	Duration, days	Body weight, mg	Horn type
Young	14	13.5±2.3 c	61.7±7.8 d	long	6.5±1.5 e	278.9±24.9 *	long
	1	18	58.5	long	28	98.7	short
	2	28.5	71.1	short	—	—	—
Mature	6	13.5±2.9 c	61.9±6.8 d	long	9.3±1.5 e	207.7±10 *	long
	10	23.4±4.7	47.3±8.2	long	16.5±4.9	97.6±36.2	short
	3	23±2	66.1±6.8	short	—	—	—

a-e: Values are non-significant (Mann-Whitney U test) between the same alphabetical letters.
*: significant difference ($p<0.05$, Mann-Whitney U test) between the young and mature leaf age classes.

Table 2. Toughness,water content and CN ratio in the young and mature leaves of *Celtis sinesis*.

Leaf age class	N	Toughness, N	Water, %	CN ratio
Young	20	0.076 ± 0.018	70.6 ± 2.0	10.89 ± 0.85
		*	*	*
Mature	20	0.176 ± 0.042	61.8 ± 4.5	19.21 ± 3.79

*: significant difference ($p<0.0001$, Mann-Whitney U-test) for each item between the young and mature leaf age classes.

が, 長角型はその後異なる発育経過をたどった. すなわち, 4齢期間が短かった幼虫は体重が大きく増加し, 生じた5齢幼虫は長角型（非休眠）となった. 一方, 4齢期間が長かった幼虫は体重増加が小さく, 5齢において短角幼虫（休眠）へと脱皮した. いずれの場合でも, 長角型5齢幼虫の体重は成葉飼育よりも若葉飼育の方が有意に重かった. しかし, 5齢期間は若葉飼育で有意差はみられなかった（p=0.076）が, 多少短い傾向を示した.

エノキ葉の水分含量, 硬さおよびCN比の分析

測定結果はTable 2に示した. 用いたエノキ葉は若葉と成葉間で物理的および栄養的性質が有意に異なっていた（$p<0.0001$, Mann-Whitney U-test）. すなわち, 葉の硬さは明らかに若葉の方が成葉よりも低かった. 栄養的性質に関しても, 水分含量は若葉の方が成葉より多く, CN比も明らかに若葉は成葉よりも低い値を示し, 窒素含量が高かった.

議　論

本研究は, 外来種である「神奈川県産」アカボシゴマダラにおける幼虫休眠の誘起と発育における寄主植物の関与を実験的に調べたものである. 我々はこれまでに, 神奈川県に導入されたアカボシゴマダラの幼虫休眠は日長により制御されるが, 温度の影響がかなりあることが示してきた（加藤・宮内, 2008; 加藤, 2009）. すなわち, 25°Cの温度下では, 短日下においても20°Cの場合とは対照的に, 幼虫休眠の割合が低下し, かなりの非休眠幼虫が生じた. 本研究においては, エノキ葉質の影響を調査したところ, 20°Cでは葉質にかかわらず休眠率は100%であったが, 25°Cの温度下では葉質によっても休眠率に差異が生じた. すなわち, 若葉飼育は成葉飼育よりも休眠率をさらに減少に導いた. さらに, 5齢長角幼虫の体重は若葉飼育の方が有意に重く, 齢期間は若葉飼育の方がやや短い傾向を示した. このことは, アカボシゴマダラにおいても日長や温度以外に, 寄主植物の質が幼虫の発育や休眠誘起/回避に関与していることを示唆する.

一般的に, 若葉は, 鱗翅類の幼虫にとって成葉よりも柔らかく栄養に富むとされる（本田, 2004）が, そのような栄養価が休眠の誘起や回避に影響するとする直接的な証拠は意外と少ない（Takagi and Miyashita, 2008; 2012）. 本研究においては, エノキ葉の硬さ, 水分量やC/Nの比率を分析したところ, 明らかに若葉（新葉）は成葉（古葉）よりも物理的硬さが低く, かつ若葉は水分含量が多く, 炭素量/窒素量の比率が低かった. それゆえ, エノキの若葉は成葉よりも食べやすく, 栄養的にも優れており, このことが部分的であるにせよ, 幼虫の休眠回避を促進したと考えられる.

葉質は一般的に日長や気温と同様に季節と共に変化し, 春から夏にかけては若葉の出現とともに葉質は良くなり, その後夏から秋にかけては葉が硬くなり栄養的にも葉質は悪

くなる（本田,2004）. それらに反応して, 植食性昆虫は夏から秋にかけて成長が遅延し休眠に入るように引き金が引かれる. アカボシゴマダラにおいても, 夏から秋に発生する世代は幼虫で休眠状態に入る. しかし, 本種では秋に生じる幼虫の中に休眠に入らず蛹へと成長する個体がしばしば見られる（針谷・岩野,2008; 加藤,2012）. 本実験の研究からこれらの幼虫の休眠回避は, 餌植物の刈り込みなどに伴う葉質の変化が部分的にではあるが, 関与していることが推測される. しかしこのような幼虫は秋から冬にかけての寒さのために成長不良や羽化不全に陥りやすい. また羽化しても交尾し繁殖することはきわめて困難と思われる. また, 本種の雌成虫は低木のエノキを好んで利用する（長澤ほか,2011）. しかもそのような低木は市街地の公園や道路際の植え込みに生え, 刈り込みにより新葉を付けているいることが多い. それゆえ, 幼虫の若葉嗜好はもともとは適応的な性質であるが, 予測不能な季節外れの人為的な刈り込みなどのために生じた若葉や新葉に対しては非適応的に作用することが推測される. これらのことから, 外来種であるアカボシゴマダラは部分的であるが, 日本の温帯域の気候, 特に南関東地方のような海浜性気候に適応しきれていないことを示唆する. 今後, 本外来種は侵入先の地域への適応性がどう変化しうるのか, 外来種の気候適応や寄主適応について興味深い問題の1つと言えよう.

謝　辞

本研究を行うにあたりエノキ葉の硬さの測定については東京大学大学院生命多様性科学研究室の高木俊氏および宮下直准教授に, エノキ葉のCN比分析については東京大学大学院森林動物研究室の棚橋薫彦氏に大変おせわになりました. この場を借りてお礼申し上げます.

引用文献

Danks, H. V. 1987. Insect Dormancy: A Ecological Perspective. Biological Survey of Canada, Ottawa.

針谷　毅・岩野秀俊（編）, 2008. 相模の記録蝶 No.12. 相模の蝶を語る会, 相模原.

本田計一, 2004. 食性と寄主選択. 本田計一・加藤義臣（編）, チョウの生物学：255-301. 東京大学出版会, 東京.

岩野秀俊, 2005. 神奈川県におけるアカボシゴマダラの分布拡大の過程. 昆虫と自然 **40** (4): 6-8.

岩野秀俊・菅井忠雄, 2007. 神奈川県に侵入したアカボシゴマダラの分布拡大. 昆虫と自然 **42** (7): 18-21.

加藤義臣, 1984. オオムラサキ幼虫の光周反応. 昆虫と自然 **19**(6): 2-5.

Kato, Y., 1987. Role of photoperiod in larval growth of *Sasakia charonda* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Jpn. J. Entomol.* **57**: 221-230.

加藤義臣, 2009. アカボシゴマダラ（名義亜種）幼虫における低温による発育プログラムの変更. 蝶と蛾 **60**: 128-134.

加藤義臣, 2012. 関東地方における*Hestina*属2種の発生消長と光周反応. 昆虫と自然　**47**(2): 23-26.

加藤義臣・遠藤克彦, 2005. 季節適応. 本田計一・加藤義臣（編）, チョウの生物学：379-419. 東京大学出版会, 東京.

加藤義臣・宮内　司, 2008.「神奈川県産」アカボシゴマダラにおける幼虫の発育と休眠に対する光周期と温度の影響. 蝶と蛾 **59**: 293-300.

長澤　亮・石井　学・加藤義臣, 2011. 関東地方におけるコムラサキ亜科3種のチョウによるエノキ利用とそのサイズとの関係. *Butterflies* (58): 24-29.

正木進三・矢田　脩, 1988. 蝶の季節適応と光周性. 日本鱗翅学会特別報告 (6): 341-383.

増井暁夫・猪又敏男, 1997. 世界のコムラサキ(8). やどりが, (170): 7-23.

森下和彦, 1997. アカボシゴマダラ, ゴマダラチョウとその近縁種. *Butterflies* (16): 34-45.

白水　隆, 2006. 日本産蝶類標準図鑑. 336 pp. 学研, 東京.

Spiller, D. A. and A. A. Agrawal, 2003. Intense disturbance enhances plant suscepbility to herbivory: Natural and experimental evidence. *Ecology* **84**: 890-897.

Takagi, S. and T. Miyashita, 2008. Host plant quality influences diapause induction of *Byasa alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **101**: 392-396.

Takagi, S. and T. Miyashita, 2012. Variation in utilization of young leaves by a swallowtail butterfly across a deer density gradient. *Basic and Appl. Ecol.* **13**: 260-267.

Tauber, M. J., C. Tauber and S. Masaki, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, New York.

Summary

1) A nymphalid species *Hestina assimilis assimilis* was accidentally introduced into the Kanto District, central Japan, and has since widened its distribution area and increased in numbers.
2) In this study, the effect of leaf quality on larval diapause induction in this alien species was examined under a diapause-inducing photoperiod (10L-14D photoperiod).
3) At a relatively low temperature of 20°C, all larvae entered diapause at the 4th instar, when they were reared not only on mature leaves of Celtis sinensis but also on young leaves.
4) At a relatively high temperature of 25°C, by contrast, larvae reared on the mature leaves frequently entered diapause at the 4 th or 5 th instar, while most of the larvae reared on the young leaves failed to enter diapause, and then developed into pupae.
5) Diapause occurred in larvae of short horn type, but not long horn type. Short horn type larvae invariably changed their body color from green to brown.
6) Physical and nutritional analyses of *Celtis* leaves showed that the young leaves were more tender and had a lower CN ratio than the mature ones, suggesting that the young leaves are nutritionally rich.
7) Thus, diapause induction of this species seems to be partially affected by leaf quality under a high temperature such as 25°C even at a short photoperiod. The ecological significance of these results is discussed based on information from observations of this species obtained in the field.

(Received November 27, 2012. Accepted April 10, 2013)